

玉米雄性不育突变体 *ms1153* 的遗传分析与基因定位

郭瑶晴^{1,2}, 孙晓靖¹, 连玉杰¹, 陈慧¹, 曹旭东¹, 陆涵¹,
孙华越¹, 汤继华¹, 陈晓阳¹

(1. 河南农业大学农学院, 郑州 450046; 2. 周口市农业科学院, 河南 周口 466000)

摘要: 以玉米雄性不育突变体 *ms1153* 为材料, 通过减数分裂期花粉母细胞染色体观察和不同发育时期花药石蜡切片分析突变体不育表型产生的原因, 利用 F_1 和 F_2 群体确定突变体 *ms1153* 的遗传方式和基因 *MS1153* 物理位置。结果表明, 与野生型相比, 突变体植株在营养生长期无明显差异, 在生殖生长阶段花药不能从颖壳外露, 成熟花粉粒内无淀粉积累。细胞学分析发现, 突变体减数分裂过程正常, 但减数分裂后绒毡层降解推迟。遗传分析表明, 突变体 *ms1153* 的不育性状受 1 对隐性核基因控制。利用图位克隆的策略将 *MS1153* 基因定位于玉米第 4 染色体分子标记 8243 与 8275 之间, 物理区间为 221.4 ~ 226.2 Mb, 此区间内没有已克隆雄性育性基因, 说明 *MS1153* 是一个新的玉米雄性育性基因。

关键词: 玉米; 雄性不育; *ms1153*; 基因定位; 绒毡层

中图分类号: S513.035.3

文献标识码: A

Genetic Analysis and Gene Mapping of the Male Sterile Mutant *ms1153* in Maize

GUO Yao-qing^{1,2}, SUN Xiao-jing¹, LIAN Yu-jie¹, CHEN Hui¹, CAO Xu-dong¹, LU Han¹,
SUN Hua-yue¹, TANG Ji-hua¹, CHEN Xiao-yang¹

(1. College of Agronomy, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450046;

2. Zhoukou Academy of Agricultural Sciences, Zhoukou 466000, China)

Abstract: Using the male sterile mutant *ms1153* as the material, the cause of the male sterile phenotype in the mutant were analyzed by the observation of chromosomal behavior and paraffin section of anthers during different stages. The genetic mode of *ms1153* and the physical location of *MS1153* were determined with F_1 and F_2 population. Compared with wild type, *ms1153* plants had no obvious difference in vegetative growth stage. However, in reproductive growth stage, *ms1153* anthers could not emerge from the glume and the accumulation of the starch in the mature pollen grains were disappeared. Cytological analysis revealed that the meiotic process was normal and the degradation of tapetal cells was delayed in the mutant. Genetic analysis showed that the *ms1153* male sterility was controlled by a single recessive gene. In addition, *MS1153* gene was located between molecular markers 8243 and 8275 on the chromosome 4 through the map-based cloning, with a physical interval of 221.4–226.2 Mb. Furthermore, no male fertility genes were reported in this region, indicating that *MS1153* is a novel gene regulating male fertility formation in maize.

Key words: Maize; Male sterility; *ms1153*; Gene mapping; Tapetum

录用日期: 2023-02-20

基金项目: 河南省自然科学基金项目(222300420186)

作者简介: 郭瑶晴(1997-), 女, 河南洛阳人, 硕士, 主要从事玉米遗传相关研究。Tel: 18037556961

E-mail: 1733361474@qq.com

陈晓阳为本文通信作者。

玉米是杂种优势利用较成功的作物之一, 雄性不育性是玉米杂种优势利用的有效途径^[1]。雄性不育化制种可以避免人工去雄, 节约制种成本, 提高杂交种子纯度, 是一种较为理想的玉米杂交制种方式^[2]。根据雄性不育基因来源, 雄性不育系主要分为细胞质雄性不育系和细胞核雄性不育系。基于细

胞质雄性不育的三系杂交制种体系已成功应用于玉米杂交种生产^[3],但三系转化过程繁琐,且易受专一性病原小种侵染,限制了在生产中的应用^[4]。近年来,以隐性核不育基因为基础,结合转基因技术构建了高效的玉米种子生产体系^[5]。

玉米花药由对称的孢子体与配子体组成,孢子体部分包含4个药室的连接组织、维管束和花药壁。成熟花药壁包含4层细胞,由外向内依次为表皮、药室内壁、中层和绒毡层^[6]。绒毡层位于花药壁最内侧,与配子体(小孢子)相邻,是4层细胞中最活跃的一层。花粉母细胞减数分裂期,绒毡层分泌的β-葡聚糖降解胍胍质,促使小孢子从四分体中释放;减数分裂后,绒毡层逐步降解,为花药表面角质层和花粉壁形成提供必需的营养物质^[7]。

目前,通过雄性不育突变体已克隆了部分玉米绒毡层起始形成和分化相关基因。*MSCA1*编码1种植物特异的谷氧还蛋白,传递低氧信号进而决定花药孢原细胞命运^[8]。*MAC1*编码一类小分子分泌蛋白配体,抑制孢原细胞过度分化,促进药室内壁和次生壁细胞分裂^[9]。*MSCA1*和*MAC1*基因突变体不能形成绒毡层结构。*MS23*、*MS32*、*ZmbHLH122*和*ZmbHLH51*编码bHLH家族转录因子,在花药发育过程中的级联表达,调控绒毡层细胞的分化及减数分裂过程中24-nt phasiRNA的产生^[10]。*MS23*调控花药绒毡层命运,其突变后表现出双层绒毡层结构^[11]。*MS32*促进绒毡层分化且抑制绒毡层过度平周分裂^[12]。*ZmMs7*编码PHD型转录因子,与玉米核因子Y亚基形成ZmMs7-NF-YA6-YB2-YC9/12/15蛋白复合体而调节*ZmMT2C*基因表达,进而影响绒毡层细胞程序性细胞死亡过程。突变体*ms7*表现为绒毡层细胞降解推迟^[13,14]。

本研究以玉米雄性不育突变体*ms1153*为材料,通过减数分裂期花粉母细胞染色体观察和不同发育时期花药石蜡切片确定突变体不育表型产生的细胞

学基础,利用F₂分离群体进行遗传分析和基因定位,为进一步基因克隆与分子机理的解析奠定基础。

1 材料与方法

1.1 实验材料

雄性不育突变体*ms1153*来源于墨瑞群体中自然突变体。自交系Mo17和B73为实验室自交繁殖保存。以突变体*ms1153*为母本、以Mo17和B73为父本杂交,获得F₁群体。2018年冬季在海南三亚种植F₁,严格自交构建F₂群体。2019年于河南农业大学河南原阳基地和海南三亚基地种植F₂群体。

1.2 成熟花粉粒染色与遗传分析

选取开花散粉期野生型和突变体小穗,剥取1个花药置于载玻片上,滴加1滴碘-碘化钾溶液,镊子捣碎花药,挤出花粉粒,去除杂质后置于光学显微镜下观察。开花散粉期,观察F₁和F₂群体植株雄性育性表型,统计可育单株和不育单株数量,卡方检测确定遗传模式。可育单株花药能够从颖壳露出且正常散粉,不育单株花药不能外露。

1.3 DNA提取与PCR扩增

采用SLS法提取植株叶片DNA,碱煮法提取种子DNA。-20℃保存备用。

PCR扩增体系:2 μL DNA、1 μL 10 μmol/L引物(正向和反向引物各0.5 μL)、5 μL Taq Master Mix(南京诺唯赞生物科技有限公司)、2 μL ddH₂O。PCR扩增程序为,95℃预变性5 min;95℃变性30 s,58℃退火30 s,72℃延伸60 s,共进行35个循环;72℃延伸5 min。

1.4 基因定位

利用覆盖玉米基因组的232对InDel分子标记,对*ms1153*、B73、*ms1153*×B73材料F₁的叶片DNA进行PCR扩增。通过4%琼脂糖凝胶电泳筛选*ms1153*与B73之间多态性分子标记。每条染色体上挑选出2对多态性分子标记,分析F₂群体中不育单株基因

表1 基因定位中部分引物序列
Table 1 Partial primer sequence in gene mapping

引物名称 Primer name	正向序列 Forward primer	反向序列 Reverse primer
8193	CGAACCACCGCTCCAACAAG	GCCAAGGCATAGCATCAGACTC
8203	TCCTGCTTTCTCCCTACATCC	GCACCGTGTGGAATTAGGC
8206	GCCGTTGCATTTCGTGATTGG	TTATGCCGTCAAACGACTGGAC
8302	CGACAGCGATATCAAGTCACAC	TTGGGTATGGCAGGCAGTTC
8327	AAGGTCCCATTCTAGGTAGAGC	GTCAACAGTAGCAAGAGGATCG
8351	AATCCATCTGAGCCTCTGTTGC	AAACCAGAACGCTACTGCATTG

型,获得与雄性育性基因 *MS1153* 连锁的分子标记。在连锁分子标记附近开发新的多态性分子标记,并对 F_2 群体进行基因型分析,结合单株雄性育性表型确定定位区间(表1)。

1.5 花粉母细胞染色体观察

取野生型和突变体减数分裂期雄穗,于卡诺固定液(无水乙醇和冰醋酸体积比为3:1)固定。镊子取出固定后的花药放置在载玻片上,滴加1滴酚酞品红染液,弯头针捣碎花药、去除残渣,盖上盖玻片,压片后观察并拍照。

1.6 石蜡切片

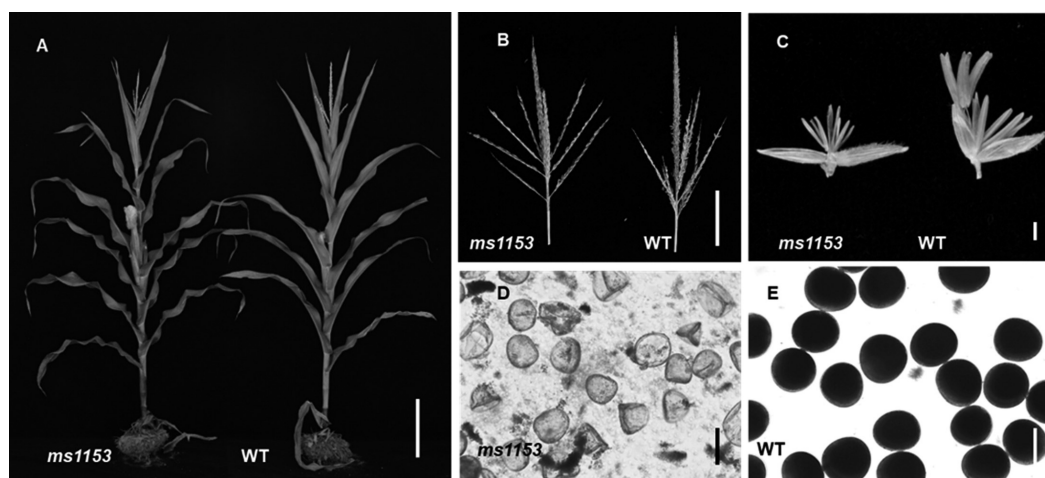
将不同发育时期野生型与突变体花药置于FAA固定液(37%甲醛 10 mL,无水乙醇 50 mL,冰醋酸 5 mL,ddH₂O 35 mL),真空泵抽真空 30 min。样品

材料经梯度脱水、石蜡包埋后置于切片机切片,切片厚度 5 μm 。洗去表面多余的蜡置于甲苯胺蓝中染色,染色后置入二甲苯浸泡 10 min,取出后观察。

2 结果与分析

2.1 突变体 *ms1153* 的表型分析

表型分析显示,营养生长期突变体 *ms1153* 与野生型(WT)植株无明显差异。开花散粉期,野生型花药可以从颖壳中露出,花药饱满,而突变体不能正常开花,颖壳不张开,花药不外漏,且花药体积较小、萎蔫。成熟花粉粒碘-碘化钾染色结果表明,野生型成熟花粉粒圆形、能被均匀染色。突变体花药能形成花粉粒,但花粉粒败育,不能着色(图1)。



注:A为 *ms1153* 和野生型(WT)植株,标尺=30 cm;B为 *ms1153* 和野生型(WT)雄穗,标尺=5 cm;C为 *ms1153* 和野生型(WT)花药,标尺=1 mm;D、E为 *ms1153* 和野生型(WT)成熟花粉粒碘-碘化钾染色,标尺=100 μm 。

Note: A, The plant of *ms1153* and wild type, scale bar = 30 cm; B, The tassel of *ms1153* and wild type, scale bar = 5 cm; C, The anthers of *ms1153* and wild type, scale bar = 1 mm; D and E, The mature pollen grains stained with iodine-potassium iodide between *ms1153* and wild type, scale bar = 100 μm .

图1 突变体 *ms1153* 表型分析

Fig.1 Phenotypic analysis of *ms1153*

2.2 突变体 *ms1153* 花粉母细胞染色体观察

花粉母细胞酚酞品红染色结果表明,减数第1次分裂末期,野生型和突变体 *ms1153* 均能形成正常二分体(图2)。减数第2次分裂末期,野生型和突变体都形成由胼胝质包裹的正常四分体。上述结果说明突变体 *ms1153* 减数分裂过程是正常的。

2.3 突变体 *ms1153* 石蜡切片分析

为进一步研究突变体 *ms1153* 雄性不育表型产生的细胞学基础,利用石蜡切片技术分析野生型和突变体减数分裂后不同发育时期花药。单核小孢子前期(S9),野生型和突变体小孢子均能从四分体中释放,绒毡层浓缩,着色较深(图3)。单核小孢子后

期(S10),野生型小孢子液泡化,体积增大,花粉壁增厚;绒毡层降解,只保留一层较薄细胞层。突变体小孢子也发生液泡化,但花粉壁较野生型薄;绒毡层降解推迟,绒毡层细胞清晰可见。双核期(S11),野生型小孢子内开始填充淀粉,绒毡层几乎完全降解,而突变体小孢子开始降解,绒毡层没有完全降解,依然保留一层较薄的细胞层。三核花粉粒期(S12),野生型小孢子继续进行淀粉粒填充,而突变体小孢子继续降解,无明显淀粉积累。花粉粒成熟期(S13),野生型花粉粒呈圆球状、着色较深,而突变体花粉粒形态畸形、无淀粉积累。上述结果表明,突变体绒毡层延迟降解可能是雄性不育表型产生的原因。

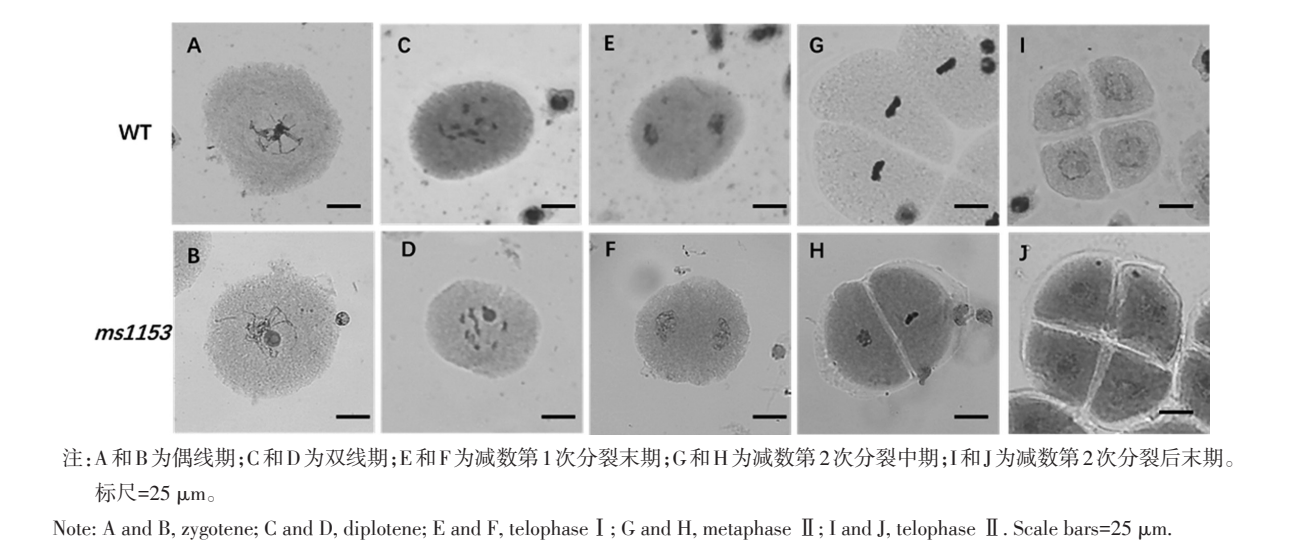


图2 野生型与突变体减数分裂比较
Fig.2 Comparison of the meiosis between the wild type and mutant

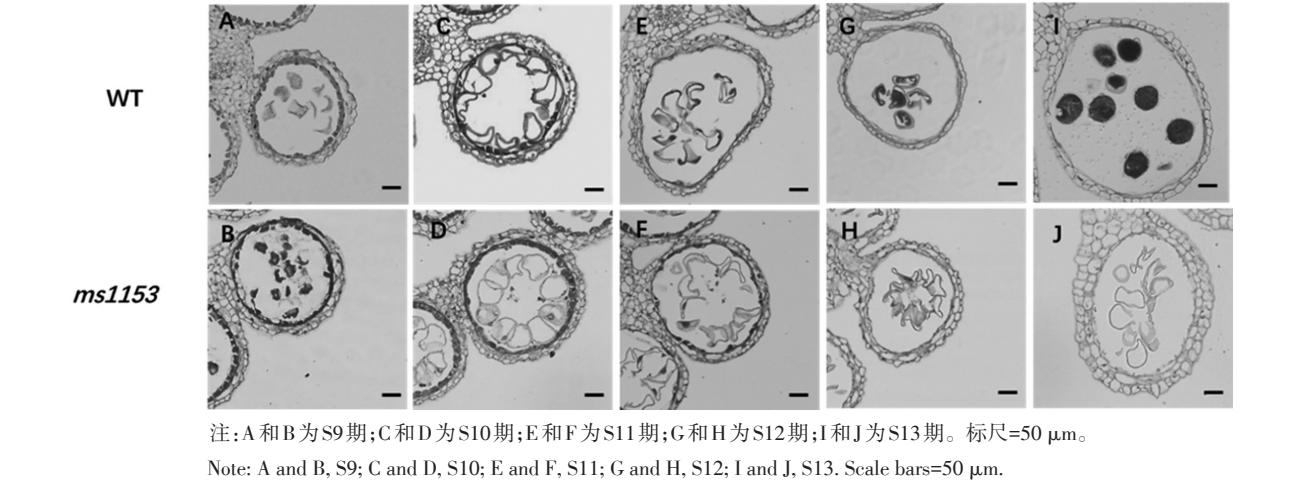


图3 野生型与突变体花药石蜡切片
Fig.3 Paraffin section of anthers of wild type and mutant

2.4 突变体 *ms1153* 遗传分析

利用 *ms1153* 与 Mo17 组配的 F_1 和 F_2 群体进行遗传分析。 F_1 群体植株均表现为雄性可育,表明突变体不育性状为隐性遗传。 F_2 群体出现雄性育性分离,其中 73 株为可育株,24 株为不育株。卡方检测表明,可育株与不育株比例符合 3:1,说明 *ms1153* 不

育性状受 1 对隐性核基因控制(表 2)。

2.5 *MS1153* 基因连锁分子标记的鉴定

利用全基因组的 232 对 InDel 分子标记,通过琼脂糖凝胶电泳共获得 42 对 *ms1153* 与 B73 间多态性分子标记(图 4)。在每条染色体长臂和短臂上各选 1 对多态性分子标记,分析 F_2 群体 21 株不育单株

表2 F_2 群体表型分离
Table 2 Phenotypic segregation in F_2 population

F_2 群体 F_2 population	可育株数 No. of fertile plants	不育株数 No. of sterile plants	$\chi^2(3:1)$
<i>ms1153</i> ×Mo17 F_2	73	24	0.003 4

注: $\chi^2_{0.05,1} = 3.84$ 。
Note: $\chi^2_{0.05,1} = 3.84$ 。

(S1-S21)基因型。分析发现,第4染色体上分子标记8193除1个单株(S7)与F₁基因型一致外,其余单株基因型均与突变体*ms1153*基因型一致(图5),说明分子标记8193与雄性育性基因*MS1153*连锁。

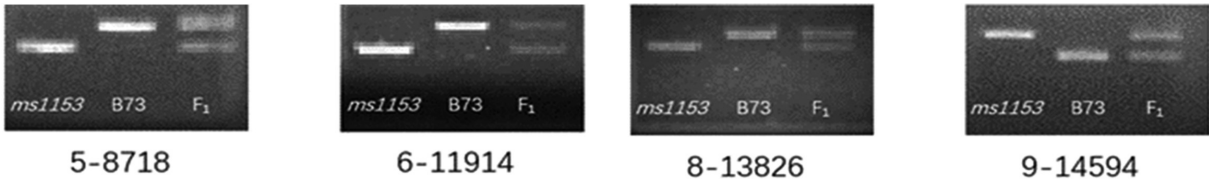


图4 多态性分子标记的筛选
Fig.4 The screen of polymorphic markers

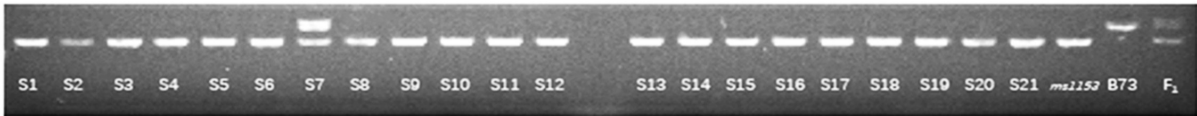


图5 连锁分子标记8193的鉴定
Fig.5 The identification of linked molecular marker 8193

2.6 *MS1153*基因定位

为进一步确定玉米雄性育性基因*MS1153*物理位置,在分子标记8193(214.6 Mb)处开发了8180(213.5 Mb)、8203(216.5 Mb)、8206(217.4 Mb)、8243(221.7 Mb)、8275(226.2 Mb)、8302(233.4 Mb)、8327

(235.4 Mb)和8351(238.4 Mb)8对多态性分子标记。利用新开发的多态性分子标记对F₂群体104株不育单株进行基因型分析。结果显示,雄性不育基因*MS1153*位于分子标记8206和8302之间,物理区间为217.4~233.4 Mb(表3)。

表3 初定位关键单株基因型
Table 3 Genotypes of key individual plants in initial mapping

材 料 Material	分子标记 Molecular marker									表 型 Phenotype
	8180	8193	8203	8206	8243	8275	8302	8327	8351	
S1	2	2	2	2	2	2	3	3	3	S
S22	2	2	2	2	2	2	3	3	3	S
S4	2	2	2	2	2	2	2	3	3	S
S80	2	2	2	2	2	2	2	3	3	S
S92	2	2	2	2	2	2	2	3	3	S
S5	2	2	2	2	2	2	2	2	3	S
S40	2	2	2	2	2	2	2	2	3	S
S41	2	2	2	2	2	2	2	2	3	S
S55	2	2	2	2	2	2	2	2	3	S
S86	2	2	2	2	2	2	2	2	3	S
S31	3	3	2	2	2	2	2	2	2	S
S42	3	3	3	3	2	2	2	2	2	S

注:2表示不育植株基因型;3表示F₁基因型;S表示雄性不育。下表同。
Note: 2 indicates the genotype of sterile plants; 3 indicates the genotype of F₁ plants; S indicates the phenotype is sterile. The same below.

进一步扩大定位群体,利用分子标记8206与8302筛选2200株*ms1153*与B73 F₂分离群体,将获得的交换单株种植于海南三亚,判断单株雄性育性表型。基因定位结果表明,雄性育性基因*MS1153*位于分子标记8243和8275之间,物理区间为221.4~226.2 Mb(表4)。

3 结论与讨论

雄性不育系在杂交玉米种子生产过程发挥了重要作用,克隆雄性不育基因进而创制雄性不育种质资源能有效促进玉米杂种优势的利用。迄今为止,已鉴定了约40个玉米雄性不育基因,主要参与花药

表4 部分关键单株基因型
Table 4 Genotypes of some key individual plants

材 料 Material	分子标记 Molecular marker						表 型 Phenotype
	8219	8243	8275	8278	8285	8304	
S394	3	3	2	2	2	2	S
F302	2	2	3	3	3	3	F
F438	2	2	3	3	3	3	F
F491	2	2	3	3	3	3	F
S390	3	2	2	2	2	2	S
S391	3	2	2	2	2	2	S
F470	2	3	3	3	3	3	F
F525	3	3	3	3	3	2	F
S393	2	2	2	2	2	3	S
S406	2	2	2	2	2	3	S
F343	3	3	3	3	2	2	F
F548	3	3	3	3	2	2	F
S389	2	2	3	3	3	3	S
F472	3	3	2	2	2	2	F
F497	3	3	2	2	2	2	F

命运决定、花药壁细胞形成、减数分裂和减数分裂后花粉发育等过程^[15,16]。本研究鉴定到1个玉米雄性不育突变体*ms1153*,表型分析发现,突变体花药不能外露,成熟期花粉粒畸形,无淀粉积累。通过构建分离群体和基因定位将目的基因*MS1153*定位于玉米第4染色体221.4~226.2 Mb,在此区间内尚无已报道的玉米雄性育性基因,说明*MS1153*是一个新的调控玉米雄性育性形成的基因。

Bauer等研究发现,染色体不同区域重组率差异较大^[17]。*MS1153*基因定位区间处于重组率较低区域,因此难以通过传统图位克隆方法获得目标基因。后期将利用候选区间内基因表达模式、转录组测序和基因编辑技术鉴定雄性育性基因*MS1153*。

绒毡层发育缺陷是植物雄性不育表型产生的重要原因。已有研究表明,绒毡层适时降解可为花药角质层和花粉壁形成提供必需的脂类物质^[18]。玉米雄性育性基因*ZmMs7*突变后,导致绒毡层降解推迟,进而造成花粉发育后期乌氏体降解,花粉外壁变薄、结构异常,不能形成致密网状角质层结构,最终小孢子完全降解。绒毡层发育相关基因*ZmbHLH122*、*ZmbHLH51*、*ZmPHD11*和*ZmMYB84*基因敲除突变体表现为花药角质层发育缺陷、成熟花粉粒缺失。其中,*ZmbHLH122*、*ZmbHLH51*、*ZmPHD11*基因突变体花药表面光滑,无角质层结构形成。*ZmMYB84*基因突变体花药角质层结构较野生型更致密^[19]。最近研究发现,在花药角质层和花粉壁发育

过程中,绒毡层内脂类物质的合成和运输存在一种平衡机制^[20]。本研究细胞学分析发现,雄性不育突变体*ms1153*绒毡层细胞降解延迟。成熟期突变体花药内存在花粉粒,但花粉粒中无淀粉积累,表明绒毡层在花粉粒淀粉的合成和转运中发挥重要作用。

参考文献:

[1] 陈 慧,孙晓靖,郭瑶晴,等.玉米花药不同发育时期的转录组分析及其差异表达基因的鉴定[J].河南农业大学学报,2022,56(4): 552-560 .
CHEN H, SUN X J, GUO Y Q, et al. Transcriptome analysis and identification of differentially expressed genes in maize at different anther development stages[J]. Journal of Henan Agricultural University, 2022, 56(4): 552-560. (in Chinese)

[2] 时子文,何 青,赵卓凡,等.玉米雄性不育资源的发掘与利用[J].遗传,2022,44(2):134-152 .
SHI Z W, HE Q, ZHAO Z F, et al. Exploration and utilization of maize male sterility resources[J]. Hereditas, 2022, 44(2): 134-152. (in Chinese)

[3] 欧阳亦聃,陈乐天.作物育性调控和分子设计杂交育种前沿进展与展望[J].中国科学:生命科学,2021,51(10):1385-1395 .
OUYANG Y D, CHEN L T. Fertility regulation and molecular design hybrid breeding in crops[J]. Scientia Sinica Vitae, 2021, 51(10): 1385-1395. (in Chinese)

[4] 吴锁伟,方才臣,邓联武,等.玉米隐性核雄性不育基因研究进展及其育种应用途径分析[J].分子植物育种,2012,10(1):1001-1011 .
WU S W, FANG C C, DENG L W, et al. Research progress on maize recessive genic male sterility gene and its utilization strategies in maize breeding program[J]. Molecular Plant Breeding, 2012, 10(1):

- 1001–1011. (in Chinese)
- [5] 吴锁伟, 万向元. 利用生物技术创建主要作物雄性不育杂交种和制种的技术体系[J]. 中国生物工程杂志, 2018, 38(1): 78–87.
WU S W, WAN X Y. Construction of male-sterility system using biotechnology and application in crop breeding and hybrid seed production[J]. China Biotechnology, 2018, 38(1): 78–87. (in Chinese)
- [6] CHEN X Y, ZHANG H, SUN H Y, et al. Irregular pollen exine1 is a novel factor in anther cuticle and pollen exine formation[J]. Plant Physiology, 2017, 173(1): 307–325.
- [7] 田有辉, 万向元. 玉米花药发育的细胞生物学与分子遗传学的研究方法[J]. 中国生物工程杂志, 2018, 38(1): 88–99.
TIAN Y H, WAN X Y. Cytobiology and molecular genetics research methods on maize anther development[J]. China Biotechnology, 2018, 38(1): 88–99. (in Chinese)
- [8] CHAUBAL R, ANDERSON J R, TRIMNELL M R, et al. The transformation of anthers in the *msc1* mutant of maize[J]. Planta, 2003, 216(5): 778–788.
- [9] WANG C J, NAN G L, KELLIHER T, et al. Maize *multiple archesporial cells 1(mac1)*, an ortholog of rice TDL1A, modulates cell proliferation and identity in early anther development[J]. Development, 2012, 139(14): 2594–2603.
- [10] NAN G L, TENG C, FERNANDES J, et al. A cascade of bHLH-regulated pathways programs maize anther development[J]. The Plant Cell, 2022, 34(4): 1207–1225.
- [11] NAN G L, ZHAI J X, ARIKIT S, et al. MS23, a master basic helix-loop-helix factor, regulates the specification and development of the tapetum in maize[J]. Development, 2017, 144(1): 163–172.
- [12] MOON J, SKIBBE D, TIMOFEJEVA L, et al. Regulation of cell divisions and differentiation by *MALE STERILITY32* is required for anther development in maize[J]. The Plant Journal, 2013, 76(4): 592–602.
- [13] AN X L, MA B, DUAN M J, et al. Molecular regulation of *ZmMs7* required for maize male fertility and development of a dominant male-sterility system in multiple species[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2020, 117(38): 23499–23509.
- [14] ZHANG D F, WU S W, AN X L, et al. Construction of a multicontrol sterility system for a maize male-sterile line and hybrid seed production based on the *ZmMs7* gene encoding a PHD-finger transcription factor[J]. Plant Biotechnology Journal, 2018, 16(2): 459–471.
- [15] MARCHANT D B, WALBOT V. Anther development – the long road to making pollen[J/OL]. The Plant Cell, 2022, DOI: 10.1093/plcell/koac287.
- [16] WAN X Y, WU S W, LI Z W, et al. Maize genic male-sterility genes and their applications in hybrid breeding: progress and perspectives[J]. Molecular Plant, 2019, 12(3): 321–342.
- [17] BAUER E, FALQUE M, WALTER H, et al. Intraspecific variation of recombination rate in maize[J]. Genome Biology, 2013, 14(9): R103.
- [18] LI N, ZHANG D S, LIU H S, et al. The rice tapetum degeneration retardation gene is required for tapetum degradation and anther development[J]. The Plant Cell, 2006, 18: 2999–3014.
- [19] JIANG Y L, AN X L, LI Z W, et al. CRISPR/Cas9-based discovery of maize transcription factors regulating male sterility and their functional conservation in plants[J]. Plant Biotechnology Journal, 2021, 19(9): 1769–1784.
- [20] LIU X, JIANG Y, WU S, et al. The ZmMYB84–ZmPKSB regulatory module controls male fertility through modulating anther cuticle-pollen exine trade-off in maize anthers[J/OL]. Plant Biotechnology Journal, 2022, doi.org/10.1111/pbi.13911.

(责任编辑: 朴红梅)